动 物 学 研 究 2002, Apr. 23 (2): 120～128 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

皮氏菊头蝠夏季的捕食行为对策

周 江[2,3]，谢家骅[3]，戴 强[1]，曾亚军[3]，刘建昕[3]，张文刚[3]，张树义[1,4]
（1. 中国科学院动物研究所，北京 100080；2. 东北师范大学 生命科学学院，吉林 长春 130024；
3. 贵州师范大学 生物系，贵州 贵阳 550001）

摘要：利用蝙蝠超声波探测器和Cool Editor 2000声波分析软件研究了皮氏菊头蝠（*Rhinolophus pearsoni*）的超声波信号，同时在野外研究了其捕食行为。研究结果显示皮氏菊头蝠是FM/CF/FM型的食虫蝙蝠。其回声定位信号的CF声波两端均附有短暂的FM信号，每次声波脉冲包含2段信号，第1段信号的CF频率为（61.08±0.019）kHz，持续时间为（46.85±3.72）ms；第2段信号的CF频率为（60.97±0.03）kHz，持续时间为（35.12±2.67）ms。在对皮氏菊头蝠的捕食行为研究中，通过运用生物多样性指数分析和Spearman相关性分析，结果表明皮氏菊头蝠在常绿阔叶落叶混交林中主要以鹟式捕食鳞翅目（Lepidoptera）、鞘翅目（Coleoptera）等中型个体的昆虫，对食物种类及其体型具有选择性。此外，其形态与回声定位功能之间还表现出相关性。

关键词：皮氏菊头蝠；捕食行为；回声定位；食物选择
中图分类号：Q958.1；Q959.833 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2002)02-0120-09

Feeding Behavioral Strategy of *Rhinolophus pearsoni* in Summer

ZHOU Jiang[2,3], XIE Jia-hua[3], DAI Qiang[1], ZENG Ya-jun[3],
LIU Jian-xin[3], ZHANG Wen-gang[3], ZHANG Shu-yi[1,4]
(1. *Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100080, *China*; 2. *College of Life Science, Northeast Normal University, Changchun, Jilin* 130024, *China*; 3. *Department of Biology, Guizhou Normal University, Guiyang* 550001, *China*)

Abstract: We used the Bat Sound Detector and the Professional Recorder to collect the echo of *Rhinolophus pearsoni*, and then analyzed the echoes by the software Cool Editor 2000. It showed that this bat species is a kind of FM/CF/CM bat, the echolocation calls comprise two constant frequency signals which two modulated frequency signals attached. The frequency of first CF signal is (61.08±0.019) kHz, the frequency of second CF signal is (60.97±0.03) kHz. After researched the foraging behavior of *R. pearsoni* in field, meanwhile, analyzed the food compositions by used Shannon-Weiner diversity index and Spearman correlation analyses, it suggested that this bat captured the mid sized insects of Lepidoptera and Coleoptera etc. by flycatching method mainly in evergreen and deciduous broadleaf forest in summer. This species of bats showed feeding selective to the types and body size of prey. Meanwhile, it suggested that there maybe relativity between the echolocation signals function and morphological feature of *R. pearsoni*.

Key words: *Rhinolophus pearsoni*; Feeding behavior; Echolocation; Food selective

蝙蝠使用CF(constant frequency)信号专门探测振翅目标，使用FM(modulated frequency)信号可以分辨目标大小和结构(Simmons, 1971; Simmons & Fenton, 1978; Schmidt, 1988; Sum & Menne, 1988)。CF或FM/CF/FM型蝙蝠专以鳞翅目或鞘翅目为食(Whitaker & Black, 1976; Black, 1979; Findley & Black, 1983; Eckrich & Neuweiler, 1988; McAney & Fairley, 1989)。小蝙蝠亚目(Microchiroptera)的许多

收稿日期：2001-09-03；接受日期：2001-12-28
基金项目：中国科学院"生命科学与生物技术创新青年科学家小组"经费支持项目；国家自然科学杰出青年基金资助项目(30025007)
4. 通讯作者（Corresponding author）

种类都是利用回声定位系统进行导航和捕食(Griffin *et al.*, 1960; Simmons *et al.*, 1978)。迄今为止对于捕食选择性的认识还有分歧，其中主要有以下2种对立的观点：一种明确认为捕食没有选择性(Swift & Racey, 1983; Swift *et al.*, 1985; Barclay, 1985a, b; Hoare, 1991; Barclay *et al.*, 1991; Fenton *et al.*, 1993)；另一种明确认为捕食存在选择性(Jones, 1990; Arlettaz *et al.*, 1997b)。此外，也有人认为食虫蝙蝠是机会主义者，食物类型直接与这些食物在环境中的丰富度相关(Anthony & Kunz, 1977; Faure *et al.*, 1993)。这就提示在蝙蝠所发出的回声定位信号的精确程度与潜在食物选择程度之间存在某种联系。然而对于某些种类来说，有可能在选择食物的同时又有能量损耗，所以即使它们具有选择食物的潜力，也还是喜欢随机捕食(Swift & Racey, 1983; Swift *et al.*, 1985; Jones, 1990)。关于食虫蝙蝠的捕食生态学研究不多，缺乏关于环境中食物分布情况的数据(Whitaker, 1988; Whitacker *et al.*, 1976)。翼手目捕食生态研究主要集中于翼手目中植食性、特殊食性的种类以及蝙蝠科的一些种类，如鼠耳蝠(*Myotis* sp.)(Kolp, 1958; Fenton, 1974, 1982, 1983, 1985a, b, 1986, 1994; Fenton & Fullard, 1979; Fenton *et al.*, 1983; Kunz, 1988; Faure *et al.*, 1993; Kalko & Schnitxler, 1993; Kalko, 1995; Schnitzler, 1987)。而关于菊头蝠科(Rhinolophidae)的研究，仅见于对马铁菊头蝠(*Rhinolophus ferrumequinum*)较长期的研究(Jones & Rayner, 1989; Jones & Parijis, 1993; Jones, 1990, 1994)，以及对鲁氏菊头蝠(*R. rouxi*)(Eckrich & Neuweiler, 1988)、小绒菊头蝠(*R. hipposideros*)的短期研究(McAney & Fairley, 1989)。对于皮氏菊头蝠(*Rhinolophus pearsoni*)尚未见研究报道。菊头蝠科的种类在贵州高原一带分布最为集中(张荣祖, 1999)。因此，我们在该地区对皮氏菊头蝠的捕食行为进行了相关研究，现将结果报道如下。

1 地点与方法

1.1 研究地及其自然概况

研究地点位于贵州省安龙县梨树乡笃山村(25°20′00″～25°17′30″N, 105°33′45″～105°37′30″E)。该地区的地貌特点是：峰丛山地、峰丛洼地、溶洞、竖井、落水洞、暗河广泛分布，表现出坡高陡峭，山峦起伏，石峰林立的岩溶地貌。山地面积548.7 km^2，占土地总面积的94.14%。该区多数地方海拔高度1 000～1 300 m。气候温热，雨量略偏少，热量条件较好。岩溶地貌的石山基岩裸露；岩石透水性好，保水力很差；土层浅薄，仅石隙、石缝以及较平缓的山麓等地带才有土壤覆盖，且土壤干燥。因而生境特殊，植物群落有很大的特殊性，属于南亚热带季风阔叶林带的滇黔桂石灰岩峰林阔楠青冈细叶云南松区(黄威廉等, 1989)。由于原生的植被已遭到人为破坏，该区目前仅有次生植被和人工植被，所以植被的垂直分布和小区分布已不明显；加之受人为活动的影响，植物群落仅在局部地段残存，形成斑块状。

1.2 材料与方法

1999年7～8月我们对该地进行了蝙蝠区系调查，并采集皮氏菊头蝠活体标本。在实验室内采样录音，并对声波进行分析。于2000年6～8月在野外进行皮氏菊头蝠的捕食行为观察，同时在皮氏菊头蝠的捕食生境中录制其回声定位信号。

我们选取常绿阔叶落叶混交林、石山矮灌丛(30～50 cm)、耕作旱地、水面及周围灌草丛、竹林5种典型的生境进行调查。每一生境类型连续观察7昼夜。每昼夜的观测时间为19:00至次日6:00。利用GPS2000(Mexico)来确定日落及日出的准确时间。通过标志重捕和超声波监听确定皮氏菊头蝠的捕食生境，同时使用夜视仪(ZENIT、Russia)辅助观察蝙蝠的捕食活动。捕获蝙蝠后，在其两后足上拴上带色细线作为标记，然后在其捕食生境中再进行标志重捕，并确定其在洞内栖息的准确位置。一旦确定蝙蝠的捕食生境后，对皮氏菊头蝠的行为进行多人不同角度同时观察，持续观察时间为495 h。具体方法为：一人手持超声波监听仪位于森林边缘的蝙蝠出入的通道处；一人持夜视仪隐藏于树上7 m高处；二人持超声波监听仪位于森林内，进行观察，利用其种的特异性回声定位频率短暂跟踪蝙蝠。与此同时，4人用头灯和强光电筒照明，增加能见度。每次的连续观察持续时间为15 min，间隔时间为5 min。

夜间在皮氏菊头蝠的捕食生境内，用超声波监听仪(U30, Ultra Sound Advice, UK; Pettersson, D240x, USA)接受超声波，输入超声波处理仪(PUSP, Ultra Sound Advice, UK)。然后将超声波的频率转换为原频率的1/10后录入数字式录音机(Sony, MZ-R55，频响范围：30～20 000 Hz, Japan)。录入的声波信号用声音分析软件Cool Editor 2000(US)进行分析，采样频率为2.5 kHz，语谱分析带宽为300 Hz，分析衰减为80 dB。超声波分析内容包括超声波的时

域波形(声强－时间图)、声谱图(频率－时间图)。并对回声定位叫声的声程和间隔时间进行测量,计算出能率环(duty cycle)。分析数据均以平均值±标准差($\bar{X}$±SD)表示。能率环计算公式为:能率环＝D/P(D为信号持续时间,P为周期)。

与蝙蝠的观察同步,我们于夜间在蝙蝠的捕食生境用乙炔灯诱捕昆虫,同时利用昆虫网和雾网(mist net)网捕昆虫,作为蝙蝠食物可利用度的样本。皮氏菊头蝠栖息的洞穴距离其捕食地2～4 km,捕食地内捕获的昆虫种类,代表了皮氏菊头蝠所利用的昆虫。对昆虫翅长进行测量,小于10 mm的为小型个体,大于25 mm的为大型个体,处于二者之间的为中型个体(Kunz,1988;Jones,1990)。此外,在蝙蝠飞出洞后,每天进洞收集其粪便及食物残余物,并在皮氏菊头蝠的临时进食场所收集其食物残余,随后进行分析鉴定,作为它们食物组成的辅助依据。

每次随机选取20粒粪便进行分析,每粒粪便在90%的乙醇中浸泡1 h以上。然后用解剖针将粪便颗粒轻轻分解,用奥林帕斯双筒解剖镜和双筒显微镜(Japan)鉴定昆虫残余物(触角、翅、足等);同时,以研究地点捕获的昆虫身体各部位样本和昆虫粉碎样本作参考。并根据郭振中等(1987)编著的《贵州农林昆虫志》进行昆虫分类鉴定。粪便分析中所得到的每一种食物类型都被转换成相对体积(0～100%)。它是指每一食物类型占所分析的20粒粪便总体积的百分率。每种昆虫的统计值最少应占0.05%以上。共分析粪便2 300粒。粪便颗粒放置于培养皿中,并在培养皿底部放置一个细筛,然后观察统计其体积(Jones, 1990; Arlettaz *et al*., 1997)。皮氏菊头蝠在吞食食物前,经常丢弃昆虫的足和翅。由于无法估计在吞食前所丢弃的确切数量,所以利用百分体积(粪便中各种昆虫出现的频率)来统计皮氏菊头蝠的食物量。

我们采用Shannon-Weiner指数估算皮氏菊头蝠的食物专化程度。鞘翅目(Coleptera)、蜻蜓目(Odonata)、蝽科(Pentatomidae)、螳螂目(Mantodea)、螽斯科(Tettigoniidae)、鳞翅目(Lepidoptera)、膜翅目(Hymenoptera)、双翅目(Diptera)、蝉科(Cicadidae)、半翅目(Hemiptera)10个类型被用来计算多样性指数。食物的可利用度及其实际利用程度与食物的选择性用Spearman相关分析检验。Shannon-Weiner指数的均匀性指数计算方法如下:$E = H/H_{max}$(H:实际多样性指数,H_{max}:最大多样性指数,E:均匀性指数)。$H_{max} = \log_2 S$,S是物种数目。

此外,我们还对蝙蝠的翼型进行测量,计算翼载(wing load)和展翼比(aspect ratio)。并与回声定位信号联系起来,讨论皮氏菊头蝠的飞行机动能力以及对生境的选择。翼载及展翼比的计算公式为:翼载＝体重/翼面积;展翼比＝翼长^2/翼面积。使用SPSS10.0软件包进行Spearman相关性分析。

2 结 果

2.1 捕食生境、捕食方式及活动规律

皮氏菊头蝠所利用的生境主要为常绿阔叶落叶混交林(标志重捕数量$n = 32$),偶尔也飞入森林附近(距离300～600 m,$n = 4$)的竹林内捕食,在其余3种生境类型内从未发现其踪迹。皮氏菊头蝠不进入林间深处障碍物密度高的地区捕食,只在森林边缘、林冠间和林冠下的较开阔处活动,在针叶林中也从未发现其踪迹。由此可见,该物种对捕食生境的选择度较高,偶尔飞入竹林可能是因为该生境距离森林较近,且鞘翅目象鼻虫类数量较多。

皮氏菊头蝠从栖息地到捕食地的最短距离为2～4 km,出洞后径直飞往捕食生境。在其栖息洞穴的东方、东南方及南方多为荒山,只有少量灌丛;西南是海拔1 650 m的龙头大山,沿此方向蝙蝠需飞行35 km才能到达它所能利用的捕食生境;正西向是一片连绵的石山;只有西北方向才有斑块状的针叶林和常绿阔叶落叶混交林,以及临近的小片竹林。

皮氏菊头蝠主要在林冠以下和灌丛以上2～6 m捕食,捕食此高度空间内的昆虫。最常见的捕食飞行高度为3～4 m,5～6 m的高度是其飞入或飞出栖息树冠下层的高度,这与其捕食方式有关。在连续495 h的观察中,从未发现皮氏菊头蝠的飞行高度超过10 m,而有3次观察到其飞行高度紧贴地面大约20 cm,捕捉后发现其口内衔有螽斯。它的捕食方式有鹟式(flycatching)和追逐(pursuit)两种。鹟式是指蝙蝠进入捕食生境后,寻找距地面4～5 m的树枝悬挂,发出超声波探测其前方,一旦发现目标,立即从树冠中疾速飞出,紧贴于20～30 cm高的草丛上捕食螽斯科昆虫。追逐是指蝙蝠于林冠中下层和高灌层之上较开阔的空间追逐、捕食飞行昆虫的一种方式。使用哪种捕食方式与生境中的食物丰富度有关。昆虫数量多时,追逐捕食;反之,采用鹟式。野外观察发现,日落后的1 h 20 min内,捕食生境中大中型鞘翅目、鳞翅目昆虫数量多,活动频繁。这时皮

氏菊头蝠追逐捕食中型鞘翅目、鳞翅目昆虫；在此之后直到回洞栖息的时间段内，由于昆虫活动数量降低，尤其是鞘翅目种类，只有少量中小型蛾类、螽斯及蚊类在活动，氏菊头蝠又改用鹟式捕食。

皮氏菊头蝠于日落(25±4.5) min后开始外出捕食，于日出前3 h±20 min回洞，平均出洞捕食时间为8 h±28 min($n=15$)。该时间包括其携带食物回栖息洞穴或到临时栖息场所进食的时间。此外，在观察中未发现晨昏有明显的2次捕食活动高峰期。仅有2次的捕食时间明显短于平均捕食时间：7月8日为4.5 h，7月18日为4 h，这2天都是在日落后10 min开始下暴雨，到次日凌晨1:00左右停止。皮氏菊头蝠在雨停后即刻飞出捕食。

2.2 食性选择

皮氏菊头蝠捕捉到食物以后，将较大型食物带回临时栖息处或日常栖息洞穴内吞食，而在飞行中直接吞食小型昆虫。在其捕食生境内外的临时栖息处所收集的食物残余物平均翅长为(19.8±2.10) mm，未发现翅长小于8 mm的残余物；只在粪便分析中发现翅长大于4 mm而小于7 mm的双翅目种类。在皮氏菊头蝠的粪便和食物残余物中共发现9目18科昆虫。在粪便分析中出现频率最高的是鳞翅目(43.12%)，其次是鞘翅目(34.53%)；加上螽斯科(3.20%)、蜻蜓目(3.90%)、蝉科(4.13%)、半翅目(1.60%)、双翅目(2.78%)、膜翅目(1.73%)、螳螂目(0.58%)，合计95.57%，另有4.43%无法鉴定(图1～3；表1)。在食物残余物分析中，出现频率最高的是鞘翅目(68.2%)，其余依次是鳞翅目(16.1%)、螽斯科(3.4%)、蝉科(3.1%)、蜻蜓目(3.1%)、膜翅目(2.6%)、半翅目(2.2%)和双翅目(1.3%)。

运用Shannon-Weiner指数中的均匀性指数，计算环境中食物多样性指数和皮氏菊头蝠食谱中的食物多样性指数，分别用生物量多样性指数和昆虫数量多样性指数进行分析。前者反映了环境中食物的可利用程度，后者表示对食物的有效利用程度。统计结果为，环境中食物生物量多样性指数为0.88，皮氏菊头蝠食谱中食物生物量多样性指数为0.65；环境中昆虫数量多样性指数为0.82，皮氏菊头蝠食谱中昆虫数量多样性指数是0.54。此外，皮氏菊头蝠食谱与环境中的昆虫组成无显著相关性(Spearman相关性检验，$r=0.439$，$P>0.05$)。

表1　皮氏菊头蝠夏季捕食昆虫种类及数据统计

Table 1　The category and data of prey captured by *Rhinolophus pearsoni* in summer

种类 Species	体积频率 Volume frequency	翅长 Wing length (mm)	环境数量(个) Number (ind.)	体重 Body weight (g)
蜓科 Aeschnidae	0.039	35	912	0.62
蝽科 Pentatomidae	0.016	8	760	0.54
金龟子科 Scarabaeidae	0.0468	16	94	0.97
天牛科 Cerambycidae	0.004	22	73	1.05
象虫科 Curculionidae	0.0252	17	206	0.76
叶甲科 Chrysomelidae	0.166	14	264	0.85
眼蝶科 Satryidae	0.034	20	204	0.62
蛱蝶科 Nymphalidae	0.041	25	234	0.57
天蛾科 Sphingidae	0.035	23	153	0.138
夜蛾科 Noctuidae	0.12	24	318	0.163
尺蛾科 Geometridae	0.11	22	309	0.097
螳螂科 Mantidae	0.006	36	74	1.32
螽斯科 Tettigoniidae	0.03	19	548	0.32
埋葬虫科 Silphidae	0.10	14	320	0.26
舟蛾科 Notodontidae	0.14	21	248	0.132
双翅目 Diptera	0.01	4	3860	0.034
蝉科 Cicadoidae	0.041	28	467	0.68
膜翅目 Hymenoptera	0.006	7	640	0.033
其他 Others	0.044			

2.3 翼型与回声定位信号

皮氏菊头蝠翼型短宽($n=12$)，前臂长为(56.33±1.29) mm，体重为(14.46±1.90) g，翼面积为(0.014±0.9) m^2，翼载为(5.89±0.53) N/m^2，展翼比2.15±0.11。这类翼型适合在具有一定障碍物密度的生境中缓慢机动性飞行，用声波探测和捕捉近距离的目标。

皮氏菊头蝠主要采用鹟式捕食，所以分析其野

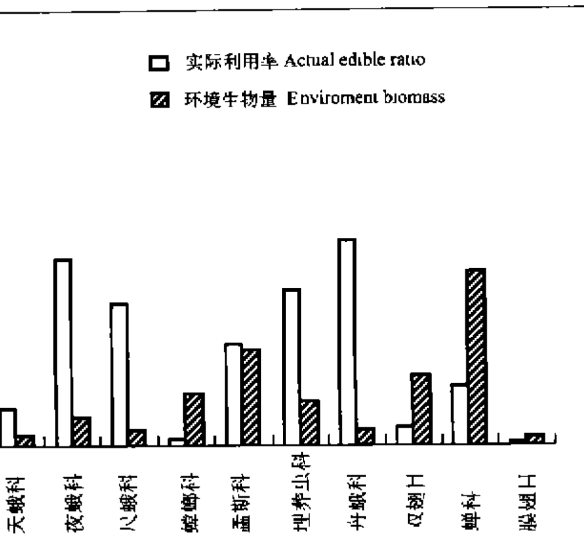


图 1 皮氏菊头蝠夏季食物中昆虫生物量与环境昆虫生物量的比较

Fig.1 The compare between the insects biomass of *Rhinolophus pearsoni*'s prey and the insects biomass in environment in summer

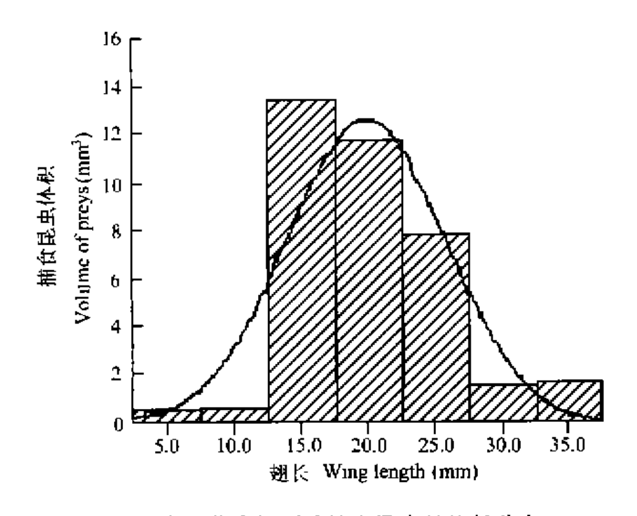


图 2 皮氏菊头蝠夏季捕食昆虫的翅长分布

Fig.2 The wing length distribution of the insects captured by *Rhinolophus pearsoni* in summer

外自然悬挂状态下的声波信号较有意义。皮氏菊头蝠回声定位信号的时域波形图呈纺锤形、声谱为FM/CF/FM型(图4)。一个完整的脉冲包括2段信号,第1段信号的持续时间明显长于第2段信号($n=30$)。第1段信号的CF频率为(61.08±0.019) kHz、持续时间为(46.85±3.72)ms;第2段信号的CF频率为(60.97±0.03)kHz,持续时间为(35.12±2.67)ms,起始端FM频率从55.12 kHz升至60.95 kHz,末端FM频率从60.98 kHz降至51.67 kHz,持续时间为10 ms,能率环为(40.23±0.04)%。CF频率能率环为(66.60±0.037)%。2段信号的间隔时间为(28.15±6.03)ms,2次声波脉冲之间的间隔为(96.21±9.75)ms($n=30$)。

3 讨 论

通过上述研究,我们认为皮氏菊头蝠的特异性回声定位信号与其捕食生境、捕食策略和食物类型有密切联系。

3.1 回声定位信号与昆虫种类的联系

虽然蝙蝠回声定位信号的声学特征(如能量、频率、持续时间)不能与探测目标的物理特征(如大小、形态、距离、方向、速度)一一对应。但蝙蝠的中枢神经系统能建立一个包含回声信号几种声学特征的目标声像(Moss & Schintzler, 1995; Neuweiler, 1984; Neuweiler *et al*., 1987; Habersetzer & Storch, 1989; Griffin *et al*., 1960)。回声定位信号携带的信息量主要取决于声波的带宽,宽带信号能携带诸多信息以建立目标的声像(Barclay *et al*., 1991; Belwood & Fenton, 1976; Belwood & Faullard, 1984; Black, 1979; Fenton, 1982; Neuweiler, 1984)。持续时间短于10 ms的狭波只能携带很少的精确信息;持续时间长于10 ms的单一的CF信号或狭波信号也很难建立清晰的声像,但是较长的时程却能通过多普勒效应(Doppler effect)精确地分析目标的相对速度,以便捕食运动中的猎物。长时程CF频率所固有的较高能率环能让蝙蝠具有从回声信号微弱的振幅变化或频率调节中探测目标振翅运动的能力(Schnitzler, 1973, 1987)。附着于CF频率两端的FM信号可判

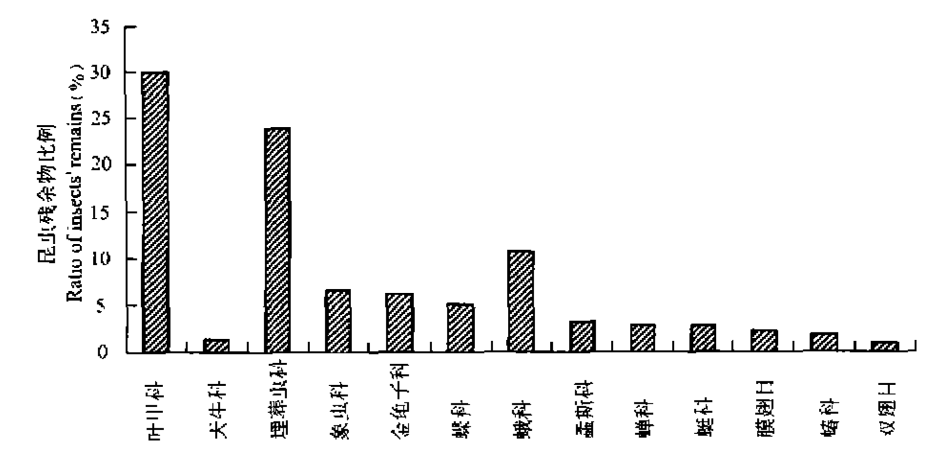


图3　皮氏菊头蝠夏季食物中昆虫残余物的比例
Fig.3　The ratio of insects' remains in the diet of *Rhinolophus pearsoni* in summer

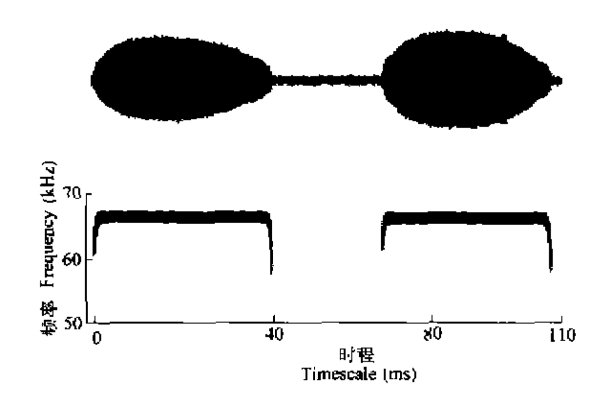


图4　皮氏菊头蝠回声定位信号的时域波形图和声谱图
Fig.4　Oscillogram and sound spectrogram of echolocation signals in *Rhinolophus pearsoni*
声谱图主要含有1个两端具有调频扫描成分的FM/CF/FM型声波信号(There is a constant frequency signal that two frequency modulation signals attached it)。

别目标的距离和形状(Jones & Rayner, 1989; Jones & Parijis, 1993; Jones, 1994, 1995)。皮氏菊头蝠持续时间较长的CF信号能够分辨环境背景中的振翅目标和目标的相对移动速度，CF信号探测到环境中感兴趣的目标后，FM信号能够提供感知目标其他方面的多维声学特征，这是专门探测运动物体而形成的速度－障碍物敏感性追逐捕食策略(velocity-sensing clutter-rejection pursuit strategy)。

皮氏菊头蝠的外部听觉器官也可能通过进化得到极大的改进，以接收其精确的CF信号。在印度蹄蝠(*Hipposideros lankadiva*)、双色蹄蝠(*Hipposideros bicolor*)、鲁氏菊头蝠(*Rhinolophus rouxi*)和施氏蹄蝠(*Hipposideros speoris*)对振翅目标的探测研究中发现，上述蹄蝠种类和鲁氏菊头蝠对以任何频率的振翅昆虫都有警觉，而且还对昆虫移动所发出的噪声敏感(Eckrich & Neuweiler, 1988; Emde & Schnitzler, 1986; Neuweiler *et al.*, 1987; McAney & Fairley, 1989)。通过昆虫噪声探测目标的蝙蝠通常具有大的外耳廓，如印度假吸血蝠(*Megaderma lyra*)(Vaughan, 1977)。具有大耳廓的双色蹄蝠常于叶面和地面捕食昆虫，如蝗科的蟋蟀(Emde & Schnitzler, 1986; Schnitzler, 1987)。皮氏菊头蝠属于大耳菊头蝠组(*Rhinolophus macrotis* group)，其耳长平均值为(26.38±1.22) mm。它们主要是通过延长CF信号声程来获得更多的回声频闪(echo glint)以辨别昆虫种类，而蹄蝠主要是提高CF信号的能率环来获取信息。相同体型大小的菊头蝠和蹄蝠，后者的声频要高于前者，如同域的中蹄蝠的CF频率为96 kHz，高于皮氏菊头蝠的61 kHz。另一方面，皮氏菊头蝠捕食的一些昆虫种类具有相似的振翅频率，如金龟子(*Melolontha* sp.)为62 kHz，夜蛾类(Noctuidae)为55 kHz。此外，菊头蝠种类对食物的选择性也可能是由于无法探测非常小的个体造成的(Jones *et al.*, 1989)，而蝙蝠科的种类的高频信号的波长小于低频信号的波长，因此能更好地探测小型种类(Pye, 1980)。小绒菊头蝠(*Rhinolophus hipposideros*)的CF频率为112 kHz，主要以小型个体为食；皮氏菊头蝠的CF频率较之小绒菊头蝠低得多，所以认为皮氏菊头蝠对食物具有选择性。调查结果表明，环境中食物多样性指数与皮氏菊头蝠食谱中食物多样性指数的差异较大，环境中与皮氏菊头蝠食谱中的昆虫组成不相关，说明该物种的捕食不是随机的，对食物的种类及体型大小表现出一定的选择性。从图1～3和表1中可以看出在9目18科昆

虫组成中,皮氏菊头蝠最集中利用的是鞘翅目和鳞翅目种类。虽然环境中它们可以利用的双翅目、膜翅目、蝉科、蜻蜓目和半翅目等种类的数量极高,但却很少被捕食。同时还能发现,它们对捕食对象的翅长有选择,集中于17～20 mm的中型个体。

3.2 翼型与捕食对策

蝙蝠的翼型、飞行空气动力学和捕食策略紧密相关(Findley *et al*., 1983; Norberg & Rayner, 1987; Norberg, 1994)。与能够在较开阔空间(如草场)快速飞行、CF频率较高(82 kHz)的马铁菊头蝠(*R. ferrumequinum*)[翼型数据:翼载(16.0±0.35) N/m², 展翼比(6.15±0.46)]相比,皮氏菊头蝠的展翼比较小,有别于长翼、高翼展比、低翼载的模式,更适合在具有一定障碍物密度的环境中捕食。它通过较大的翼面积和较轻的体重获得低翼载,在缓慢飞行中很容易获得上举力,并在飞行中获得较大的倾斜转弯半径。因而具有飞行缓慢、机动性强的特点。长翼在密集的植被环境中反而成为障碍,但短宽的翼型又无法解决飞行能量的高耗费问题;因此,它在捕食行为中选择守株待兔的鹟式作为最佳模式,并且其回声定位信号的结构和外耳的形态也随之变化,以适应探测振翅昆虫。对食虫类蝙蝠而言,它们飞行的能量耗费是其基础代谢率的21倍,而鹟式捕食只是基础代谢率的3倍(Racey & Speakman, 1987)。因此,皮氏菊头蝠采用鹟式捕食中型个体比往返飞行追逐捕食小型个体要有利得多。如处理平均体重是(136±39.7) mg($n=64$)的中型蛾类,大约需要28 s;处理平均体重为33 mg的姬蜂类(Ichneumonids),需要33 s(Greenewalt, 1962)。因此,皮氏菊头蝠在28 s内要捕捉4只姬蜂才能与1只蛾类相当。翼型和回声定位信号均适应于蝙蝠的捕食生态位,同时两者之间存在着紧密联系。对于快速飞行、空中盘旋捕食者来说,长距离的恒频声波探测是必要的,对于缓慢飞行的搜寻种类,由于能在近距离内机动飞行和捕捉昆虫,除恒频信号外还需要调频信号。

3.3 生境对捕食行为的影响

皮氏菊头蝠主要在常绿阔叶落叶混交林中捕食,这与其他菊头蝠种类的捕食生境模式一致(Jones & Rayner, 1989; Link *et al*., 1986; McAney & Fairley, 1989; Neuweiler *et al*., 1987)。但在研究地点的常绿阔叶落叶混交林中,优势树种为栲属(*Castanopsis*)和栎属(*Cyclobalanopsis*)种类,加之受当地降水量较少的影响,使得混交林近似于干性常绿栎林(黄威廉等, 1988)。此外,由于土质的关系,灌丛中有很多蕨类。植物群落种类单调,植被稀疏,又使得昆虫种类的多样性不高,各类型种群数量也不大,尤其是大中型鳞翅目种类。因此,在皮氏菊头蝠食谱种中反而表现出来食物多样性较高,对一些个体小,但捕捉机会大的种类也都可以利用。捕食方式也交替使用。同时,不同空间高度的植被类型所形成的障碍物密度对蝙蝠的飞行能力有一定的影响,也会对其捕食行为产生一定的影响。皮氏菊头蝠在障碍物密度较低的植被空间采用盘旋追逐方式捕食,在障碍物密度较高的植被空间采用鹟式捕食。因此,在不同空间、不同昆虫丰富度的情况下,皮氏菊头蝠会使用灵活的捕食方式。

3.4 昆虫行为对皮氏菊头蝠捕食行为的影响

皮氏菊头蝠不仅依靠声波反射所形成的声学频闪来探测目标,还能借助于敏锐的听觉收听某些昆虫移动时的噪声或是昆虫振翅、摩擦发出的声讯来捕捉目标。其食谱中所出现的螽斯和蝉均是能发出声音的昆虫。皮氏菊头蝠对天牛和螳螂捕捉利用可能是对其行动声响的警觉,但对半翅目蝽类的捕捉利用则难以解释。因为蝽类的气味令一般哺乳动物难以接受。皮氏菊头蝠选择鳞翅目中型种类,是因为它们飞行较为缓慢,且捕捉后易于处理。除鳞翅目外,皮氏菊头蝠也捕食金龟子、叶甲、蜣螂等。但鞘翅目昆虫一般较鳞翅目昆虫飞行速度快、飞行高度多为5 m以上,并具有几丁质外骨骼,难于被皮氏菊头蝠处理。只有在鳞翅目的可利用数量较少且大型鳞翅目种类的飞行高度多在8 m以上,皮氏菊头蝠才捕食鞘翅目种类。对于蜻蜓类而言,在日落后的一段时间内,仍然较密集成群活动,与皮氏菊头蝠的捕食时间部分重叠,因而被捕食的几率增加。但它们的飞行速度及灵活性高于皮氏菊头蝠,所以占皮氏菊头蝠食物中的比例不高。Surlykke & Miller (1985)在研究蹄蝠科蝙蝠捕食鳞翅目昆虫中发现,灯蛾科和鹿蛾科的种类不被蹄蝠所选择。他们认为这2个科的蛾类能探测到蝙蝠发出的声波信号,并发出信号干扰蝙蝠的听觉。或者模仿其他蛾类的声波频率发出一种警戒性信号,让蝙蝠认为它们是味道难以接受的种类。换言之,这2个科的昆虫具有声学保护色,使蝙蝠的捕食行为失败。这很可能是食虫蝙蝠与被捕食的蛾类之间协同进化的结果。我们在野外观察中3次发现皮氏菊头蝠对蛾类捕食行

为突然中断和放弃的现象。例如，在7月13日20:45于林中一苦楝树下的观察发现，一蝙蝠以飞行高度为2.4 m左右迎着一蛾子飞去，在两者相距10～20 cm时，蝙蝠突然转向飞行，蛾子也同时改变飞行方向。

3.5 食物处理

皮氏菊头蝠对食物的处理方式有2种：第1，飞行中吞食。这是捕捉到小型的和易于处理的中型鳞翅目昆虫时所使用的方式。食物的体型小和身体柔软使处理较容易，耗时短，同时也不影响声波的发射和接收。这种方式较适合追逐捕食。第2，带回临时洞穴进食或寻找临时栖息地进食。这是捕捉到鞘翅目和大中型蛾类时使用的方式。因为鞘翅目种类具有几丁质外骨骼，难以处理，耗时长，必须寻找一安全的进食场所，以避免被天敌（如猫头鹰）捕食（Speakman, 1991; Fenton, 1995）。我们在皮氏菊头蝠的捕食生境中观察到有猫头鹰活动，而皮氏菊头蝠总是避开沟谷等开阔环境，沿着林区中稍开阔的小径进入林区，似乎是为了减少被捕食的危险。由此可见，在取食安全与捕食危险的风险性权衡中，皮氏菊头蝠采用鹟式捕捉并将大型食物及鞘翅目种类带回临时栖息处进食（$n = 17$）。临时的栖息处可以是一个离捕食地不远的洞穴（$n = 12$），也可以是捕食地附近的高大乔木（$n = 5$）。在栖息处所收集的残余物多为鞘翅目种类，少有鳞翅目等种类，也证实了这一点。在野外的观察中，我们派专人在皮氏菊头蝠白天栖息的洞口守候，从未发现有中途飞回洞内的。而在小型食物的取食经济权衡中，由于其飞行能量代价高，如果采取在捕食地和栖息地之间来回穿梭的方式，则需要捕捉极高数量的个体，并且还要冒着被捕食的风险，所以就使用飞行中吞食的方式。

3.6 种间竞争

与皮氏菊头蝠在同一类生境下捕食的蝙蝠有大蹄蝠（*Hipposideros armiger*）、中蹄蝠（*Hipposideros larvatus*）、大耳菊头蝠（*Rhinolophus macrotis*）和角菊头蝠（*Rhinolophus cornutus*）。其中中蹄蝠和大耳菊头蝠的捕食高度和捕食种类与皮氏菊头蝠重叠，大蹄蝠占据了林冠中的上层空间，角菊头蝠则更靠近灌木层活动。生境内食物生物量不高，且所有被捕食昆虫种类没有出现第2次活动高峰期，只在日落后的1 h 40 min时间内活动数量最多。因此皮氏菊头蝠为缓解竞争压力而延长捕食时间，并将捕食方式由追逐转变为鹟式。

致谢： 本研究得到中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室的支持，野外工作得到贵州省林业厅、贵州师范大学生物系、安龙县林业局和气象局的支持，在此一并致谢。

参考文献：

Anthony E L P, Kunz T H. 1977. Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire[J]. *Ecology*, **58**: 775 - 786.

Arlettaz R, Perrin N, Haausser J. 1997. Trophic resource partitioning and competition between the sibling species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*[J]. *J Anim. Ecol.*, **66**: 897 - 911.

Barclay R M R. 1985a. Long-versus short-range foraging strategies of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats and the consequences for prey selection[J]. *Can J. Zool.*, **63**: 2507 - 2515.

Barclay R M R. 1985b. Observation on the migration, ecology and behavior of bats at Delta Marsh, Manita[J]. *Can. Field-Nat.*, **98**: 331 - 336.

Barclay R M R, Brigham R M. 1991. Prey detection, dietary niche breadth and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small[J]. *Am. Nat.*, **137**: 693 - 703.

Belwood J J, Faullard J H. 1984. Echolocation and foraging behaviour in the Hawaiian hoary bats, *Lasiurus cinereus semotus*[J]. *Can. J. Zool.*, **62**: 2113 - 2120.

Belwood J J, Fenton M B. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae)[J]. *Can. J. Zool.*, **54**: 1674 - 1678.

Black H A. 1979. Precision in prey selection by the trident-nosed bat (*Cloeotis percivali*)[J]. *Mammalia*, **43**: 53 - 57

Eckrich M, Neuweiler G. 1988. Food habits of the sympatric insectivorous bats *Rhinolophus rouxi* and *Hipposideros lankadiva* from Sri Lanka[J]. *J. Zool. (London)*, **215**: 729 - 737.

Emde G von der, Schnitzler H U. 1986. Fluttering target detection in hipposiderid bats[J]. *J Comp Physiol.*, **159A**: 765 - 772.

Faure P A, Fullard J H, Dawson J W. 1993. The gleaning attacks of the northern longer-eared bat, *Myotis septentrionalis* are relatively inaudible to moth[J]. *J. Exp Biol.*, **178**: 173 - 189.

Fenton M B. 1974. Feeding ecology of insectivorous bats[J]. *Bioscience*, **45**: 3 - 15.

Fenton M B. 1982. Echolocation calls and patterns of hunting and habitats use of bats (Microchiroptera) from Chillagoe, North Queensland[J]. *Austr J. Zool.*, **30**: 417 - 425.

Fenton M B. 1985a. Communication in the Chiroptera[M]. Bloomington: Indiana University Press. 56 - 75.

Fenton M B. 1985b. The feeding behavior of insectivorous bats: echolocation, foraging strategies, and resource partitioning[J]. *Transvaal Museum*, **21**: 5 - 16.

Fenton M B. 1986. *Hipposideros caffer* (Chiroptera: Hipposideridae) in Zimbabwe: morphology and echolocation calls[J]. *J Zool (London)*, **210**: 347 - 353.

Fenton M B. 1994. Echolocation: its impact on the behaviour and ecology

of bats[J]. *Ecoscience*, 2: 1 − 30.

Fenton M B. 1995. Constraint and flexibility: bats as predators, bats as prey[A]. In: Racey P A, Swift S M. Ecology, Evolution and Behavior of Bats[M]. Zoological Society of London Symposium. 277 − 290.

Fenton M B, Fullard J H. 1979. The influence of moth hearing on bat echolocation strategies[J]. *J. Comp. Physiol.*, **132(A)**: 77 − 86.

Fenton M B, Merriam H G, Holriyd G L. 1983. Bats of Kootenay, glacier, and mount revelstoke national parks in Canada: identification by echolocation calls, distribution, and biology[J]. *Can. J. Zool.*, **61**: 2503 − 2508.

Findley J S, Black H. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community[J]. *Ecology*, **64**: 625 − 630

Gauld I D, Huddleston T. 1976. The nocturnal Ichneumonoidea of the British Isles: including a key to genera[J]. *Entomologist's Gazette*, **27**: 35 − 49.

Greenewalt C H. 1962. Dimensional relationships for flying animals[A]. In: Smithsonian Miscellaneous Collections[M]. Washington: Smithsonian Institution. 144.

Griffin D R, Webster F A, Michael C R. 1960. The echolocation of flying insects by bats[J]. *Anim. Behav.*, **8**: 141 − 154.

Guo Z Z, Zheng Z M, Chen F Y *et al.* 1987. The Agricultural and Forestry Insect Fauna of Guizhou(I)[M]. Guiyang: Guizhou People's Publishing House. 1 − 460. [郭振中,郑哲民,陈凤玉 等. 1987. 贵州农林昆虫志(I). 贵阳:贵州人民出版社. 1 − 460.]

Habersetzer J, Storch G. 1989. Ecology and echolocation of the Eocene Messel bats[A]. In: Europen Bats Research[M]. Charles University Press. 213 − 233.

Huang W L, Tu Y L, Yang L. 1989. Vegetation of Guizhou[M]. Guiyang: Guizhou People's Publishing House. 272 − 275. [黄威廉,屠玉麟,杨　龙. 1989. 贵州植被. 贵阳:贵州人民出版社. 272 − 275]

Jones G. 1990. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferumequinum*): optimal foraging by echolocation [J]. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 587 − 602.

Jones G. 1994. Scaling of wingbeat and echolocation pulse emission rates in bats: why are aerial insectivorous bats so small[J]. *Funct. Eco.*, **8**: 450 − 457

Jones G. 1995. Variation in bat echolocation: Implication for resource partitioning and communication[J]. *Le Rhinolophe*, **11**: 53 − 59.

Jones G, Rayner J M V. 1989. Foraging behavior and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros* (Chiroptera: Rhinolophidae)[J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **25**: 183 − 191.

Jones G, Panjis S M van. 1993. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present[J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, **251**: 119 − 125

Kalko E K V. 1995. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six Neotropic sheath-tailed bats (Emballonuridae)[J]. *Symposia of the Zoological Society of London*, **67**: 259 − 273.

Kalko E K V, Schnitzler H U. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrella bats in search flight: implications for prey detection and habitat use[J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33**: 415 − 428

Kunz T H. 1988. Ecological and Behaviour Method for the Study of Bats[M]. Washington: Smithsonian Institution Press. 7 − 80.

Link A, Manmuthu G, Neuweiler G. 1986. Movement detection as a specific stimulus for prey catching behaviour in rhinolophid and hipposiderid bats[J]. *J. Comp. Phys.*, **159(A)**: 403 − 413.

Luo R, Liang Z M, Xie J H, *et al.* 1993. The Mammalian Fauna of Guizhou[M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House. 74 − 97 [罗　蓉,梁智明,谢家骅,等. 1993. 贵州兽类志. 贵阳:贵州科技出版社. 74 − 97.]

McAney C M, Fairley J S. 1989. Analysis of the diet of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros* in the west of Ireland[J]. *J. Zool.* (*London*), **217**: 491 − 498.

Moss C F, Schnitzler H U. 1995. Behavior studies of auditory information processing[A]. In: Popper A N, Fay R R. Hearing by Bats[M]. Heidelberg: Springer. 87 − 145.

Neuweiler G. 1984. Foraging, echolocation and audition in bats[J]. *Naturwis Senschaften*, **71**: 446 − 455.

Neuweiler G, Metzner W, Heilman U, *et al.* 1987. Foraging behaviour and echolocation in the rufous horseshoe bat of Sri Lanka[J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20**: 53 − 67.

Norberg U M. 1994. Wing design, flight performance, and habitat use in bats[A]. In: Wainwright P C, Reilly S M. Ecological Morphology[M]. Chicago: The University of Chicago Press. 170 − 205.

Norberg U M, Rayner J M V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammal: Chiroptera): wing adaptation, flight performance, foraging strategy and echolocation[J]. *Phil. Trans. R. Soc.* (*Lond.*) (*B*), **316**: 335 − 427.

Pye J D. 1980. Adaptiveness of echolocation in bats: Flexibility in behaviour and in evolution[J]. *Trends in Neurosciences*, **3**: 232 − 235.

Racey P A, Speakman J R. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats[J]. *Symposium of the Zoology Society of London*, **57**: 107 − 125

Schmidt S. 1988. Evidence for a spectral basis of texture perception in bat sonar[J]. *Nature*, **331**: 617 − 619.

Schnitzler H U. 1973. Control of Doppler shift compensation in the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*[J]. *J. Comp. Phys.*, **82 (A)**: 79 − 92.

Schnitzler H U. 1987. Echoes of fluttering insects: information for echolocating bats[A]. In: Fenton M B, Racey P A, Rayner J M V. Recent Advances in the Study of Bats[M]. Cambridge: Cambridge University Press. 226 − 243.

Simmons J A, Fenton M B, L O'Farrell M J. 1978. Echolocation and pursuit of prey by bats[J]. *Science*, **203**: 16 − 21.

Simmons J A. 1971. Echolocation in bats: signal processing of echoes for target range[J]. *Science*, **171**: 925 − 928.

Speakman J R. 1991. The impact of predation by birds on bat population in the British Isles[J]. *Mammalogy Review*, **21**: 123 − 142.

Sum Y W, Menne D. 1988. Discrimination of fluttering targets by the FM-bat *Pipistrellus stenopterus*[J]. *J. Comp. Phys.*, **163(A)**: 349 − 354.

Surlykke A, Miller L A. 1985. The influence of arctiid moth clicks on bat echolocation: jamming and warning[J]. *J. Comp. Phys.*, **156(A)**: 831 − 843.

Swift S M, Racey P A. 1983. Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost[J]. *J. Zool.* (*London*), **200**: 249 − 259.

Swift S M, Racey P A, Avery M I. 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* during pregnancy and lactation[J]. *J. Anim. Ecol.*, **54**: 217 − 225.

Vaughan T A. 1977. Foraging behaviour of the giant leaf-nosed bat (*Hipposideros commersoni*)[J]. *East Afr. Wild J.*, **15**: 237 − 249.

Whitaker J O, Black H L. 1976. Food habits of cave bats from Zambia[J]. *J. Mamm.*, **57**: 199 − 205.

Whitaker J O. 1988. Food habits analysis of insectivorous bats[A]. In: Kunz T H. Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats[M]. Washington: Smithsonian Institution Press. 171 − 190.

Zhang R Z. 1999. Zoogeography of China[M]. Beijing: Science Press. 177 − 180. [张荣祖. 1999. 中国动物地理. 北京:科学出版社. 177 − 180.]